Spixiana	2	3	201—207	München, 1. November 1979	ISSN 0341-8391

Die Artabgrenzung im Tierreich, eine „Evolutionär Stabile Strategie"?

Von **Josef Reichholf**

Zoologische Staatssammlung München

Abstract

Is the formation of discrete animal species an "Evolutionary Stable Strategy"?

By far the greatest majority of animal species shows morphological traits or physiological or behavioural mechanisms which provide genetic isolation of the gene pools of different species. This discontinuity between even narrowly related species contrasts to the continuous variation of environmental factors, selective pressures or traits of adaptation as well as to the continuous process of emerging of species in the course of evolution. It is assumed that there is no necessity a priori which inevitably prevents the maintenance of genealogical relations by means of restricted but although possible gene flow between species. The overall restriction of this exchange of genetic information, therefore, forms a paradoxon for the great majority of animal species which might be solved by the theory of an "evolutionary stable strategy" according to which the species formation is considered as an adaptive strategy which maximizes the inclusive fitness of co-adapted genes. The species' boundaries are formed by the greatest tolerable distance of genetic deviation from the optimal value which may be determined by the relation between homozygoty and heterozygoty in the gene pool.

1. Problemstellung

„Gäbe es nur Individuen und wäre die Mannigfaltigkeit der Natur kontinuierlich, dann wäre es schwierig ... zu unterscheiden. Die Natur ist jedoch, zumindest im Tierreich, in ihrer Verschiedenheit diskontinuierlich, wobei jede lokale Fauna aus mehr oder weniger gut definierten ‚Sorten' von Tieren besteht, die wir als Art bezeichnen." Diese Ausführungen von Mayr (1975) deuten die Problematik an, die sich hinter der lapidaren Feststellung der Diskontinuität verbirgt. Und er fährt fort: „Eine Art ist ein abgeschirmter Genpool, der mit Isolationsmechanismen ausgestattet ist, die sie vor schädlichem Genfluß aus anderen Genpools schützen. Gene desselben Genpools bilden harmonische Kombinationen, da sie infolge natürlicher Selektion coadaptiert sind."

Diese Feststellungen treffen empirisch sicher zu und blieben trotz aller Versuche, das „biologische Artkonzept" auf ein „nominalistisches" zu reduzieren oder durch ein „typologisches" zu ersetzen, unangefochten. Die empirische Feststellung trägt je-

doch keine Erklärung dieses Befundes in sich, wenn man einen Zirkelschluß vermeiden will (PETERS 1977). Zur philosophischen Deutung des Artbegriffs siehe SUCKER (1978).

Und in klarem Gegensatz zu dieser Diskontinuität, welche die einzelnen „Arten" als abgegrenzte und abgrenzbare Einheiten ohne fließenden Übergang ineinander darstellt, stehen die kontinuierlichen Veränderungen der Arten selbst im Laufe der Evolution sowie die kontinuierlichen Veränderungen der Umweltfaktoren, die ebenso kontinuierliche Verschiebungen der Genfrequenzen verursachen, deren Ergebnis der Prozeß der Anpassung ist (GRANT 1963; LI 1955). Die Anpassungsvorgänge liefern aber diskrete Arten, die keineswegs allmählich durch quantitative Verschiebungen ineinander übergehen, sondern vielmehr als „Qualitäten" auftreten. Aus dieser paradoxen Situation ergibt sich die Problemstellung.

2. Die Eigenschaften des Artbegriffes

Artbegriff und Evolution wurden von MAYR (1967) ausführlich diskutiert. Die wesentlichen Kenngrößen sind die Zugehörigkeit der zu einer „Art" zusammengefaßten Individuen zu einem gemeinsamen Genpool und die Abschirmung dieses Genpools durch Isolationsmechanismen gegen andere Genpools. Da die Gene die Informationsträger für die Anpassungen sind, ergibt sich daraus automatisch, daß die den Genpool bildenden Individuen auch eine ökologische Einheit darstellen.

Der Genpool trägt die innere Variabilität der Art, die sie benötigt, um bei Veränderung der Außenbedingungen über Verschiebungen der Genfrequenzen reagieren zu können. Diese Verschiebungen bedeuten Förderung einiger Gene auf Kosten anderer. Ihr Ausmaß ergibt die Höhe des Selektionsdruckes. Bei konstanten Umweltverhältnissen stellt sich zwischen den verschiedenen Genotypen oder Allelen ein stabiles Gleichgewicht nach dem HARDY-WEINBERG-Gesetz (vgl. die Lehrbücher der Populationsgenetik, z. B. LI 1955) ein, wenn es sich um „mendelnde" Populationen mit Panmixie handelt. Doch letztere Bedingung wird offensichtlich nur höchst selten erfüllt, und zwar um so weniger, je höher differenziert die betreffenden Organismen sind. Nichtzufällige Paarung (assortative mating) ist eher die Regel als Panmixie.

Zeigt diese Abweichung von der theoretischen Voraussetzung nun einfach die „biologische Unschärfe" und den Einfluß der räumlichen Bedingungen, die rein zufällige Verpaarungen nicht zulassen, weil die den Genpool bildende Population über unterschiedlich gestaltetes Gelände so verteilt ist, daß die Paarungswahrscheinlichkeiten mit dem näheren Nachbarn größer sind als mit den entfernteren? Oder steht der Panmixie etwas Prinzipielles im Wege?

Andererseits schließt das Konzept des Genpools nicht nur die coadaptierten Gene ein, sondern auch die „Genetische Bürde", die verhältnismäßig groß sein kann BRESCH (1965), wie z. B. auch die Tendenz zur Vermeidung von Geschwisterehen zeigt. Totale Homozygotie wird im Tierreich höchst selten und nur bei niedrigen Taxa oder in Fortpflanzungsstadien übergangsweise verwirklicht. Die außerordentlich enge Koppelung der genetischen Informationsweitergabe mit geschlechtlich differenzierter Fortpflanzung zeigt dies deutlich. WILLIAMS (1975) und WILSON (1978) haben dies ausführlich dargestellt und die Vorteile dieser Form der Überlebensstrategie eingehend diskutiert.

Die laufende Produktion von Variabilität ist daher ohne Zweifel der Kohärenz des Genpools entgegengerichtet. Sie äußert sich ganz massiv in der Abweichung geographischer Isolate vom Durchschnittswert des Ausgangs-Genpools. Die Isolierung wird dadurch zum entscheidenden Schrittmacher der Evolution, wobei die geographische Isolation über die anderen Isolationsformen bei weitem dominiert (MAYR 1967).

Die Abschirmung des Genpools gegenüber anderen bringt nun automatisch auch den Nachteil mit sich, daß die Aufnahme und Integration günstiger, d. h. die Fitness steigernder Gene verhindert wird. Daß dies nicht grundsätzlich unmöglich oder von vornherein ungünstig sein muß, zeigen die Fälle von Bastardierungen mit nicht selten anschließendem „Luxurieren der Bastarde". Ein solcher Vorgang muß nicht ausschließlich auf das Subspeziesniveau beschränkt sein. Das zeigen einerseits jene Fälle, in denen den hybridisierenden Populationen tatsächlich vorher Artrang zugemessen wurde (REMMERT 1978), andererseits kann das Gegenteil davon, die Unverträglichkeit (Incompatibility) genetischer Linien auch innerhalb offenbar zusammengehöriger Genpools auftreten. Der Artbegriff läßt sich daher nicht so einfach definieren, wie es zunächst den Anschein hat (MAYR 1975). Es ist daher die Frage berechtigt, ob Anpassung und Selektion nicht gleichermaßen wirksam sein könnten, wenn keine Isolationsmechanismen die Arten auseinander halten würden, sondern zwar eingeschränkte, aber allmähliche Übergänge nicht nur für das zeitliche Nacheinander sondern auch für das räumliche Nebeneinander möglich wären.

3. Individualgenetik contra Artgenetik

Im Artbegriff verbirgt sich nicht nur das Paradoxon der Diskontinuität, sondern auch der Widerspruch zwischen der DARWIN'schen Selektion nach dem Prinzip des „survival of the fittest" und der Gruppenselektion, wie sie insbesondere WYNNE-EDWARDS (1962) propagiert hatte. Denn wenn sich die Art abschließt und Arterhaltung als Überlebensprinzip (vgl. auch LORENZ 1963) postuliert wird, bildet sich eine Gruppe, die mit anderen Gruppen (Populationen) in Konkurrenz tritt, wodurch es von der Theorie her zur Gruppenselektion kommen müßte. Diese Art von Selektion ist offenbar genetisch nicht möglich (vgl. z. B. WILLIAMS 1971, DAWKINS 1978) und müßte von einem zufällig entstehenden Gruppenmitglied, das die Maximierung seines Fortpflanzungspotentials verfolgt, sehr rasch außer Kraft gesetzt werden. Die zahlreichen Fälle von Symbiose mit oft sogar recht unterschiedlichen Partnern sind hierfür kein Gegenbeweis, sondern vielmehr eine Stütze, denn jeder Partner „verfolgt egoistische Interessen" (vgl. WICKLER 1977). Es läßt sich daher die Artabgrenzung nicht allein auf die Sicherung der „Arterhaltung" zurückführen. Im Pflanzenreich sind Hybridisierungen und Zusammenbruch der Artschranken ohnehin ungleich häufiger als im Tierreich und zählen zu den wichtigen Differenzierungs- und Anpassungsmechanismen. Die Individualgenetik steht der Erhaltung der Kohärenz des Genpools einer Art aus diesem Grunde reichlich konträr gegenüber. Das verlangt einen Mechanismus, der nun tatsächlich aktiv in gleicher Weise wie bei allen übrigen Selektionsprozessen die Integrität der Art erhält, wenn die Arterhaltung nicht das automatische Nebenprodukt der Verschiebung der Genfrequenzen sein kann. Daß dies nicht ohne weiteres möglich ist, zeigt neben der „Genetischen Bürde" auch die Schwierigkeit, sehr seltene Gene durch gewöhnlichen Se-

lektionsdruck aus dem Genpool zu entfernen (SIEWING 1978). Die Seltenheit ist schon ein Schutz an sich, so daß die seltenen Hybridformen auch in der entsprechenden (geringen) Häufigkeit auftreten müßten oder erhalten bleiben sollten (FORD 1964). Bei der Aneinanderreihung verschiedener Genpools, die einem kontinuierlichen geographischen Trend folgen, ergibt sich zudem die Ausbildung mehr oder minder kontinuierlicher Merkmalsverschiebungen, die als klinale Variation bezeichnet werden. Bleiben zwischen den Populationen nicht besiedelbare Räume bestehen, entsteht daraus vielfach ein „Rassenkreis", besser eine Superspezies (MAYR 1931; 1976).

Doch auch innerhalb des Genpools können stabile Varianten auftreten, deren genetische Natur außer Zweifel steht, und die über den Mechanismus des „balanzierten Polymorphismus" (FORD 1964) aufrechterhalten werden. Hier schließen sich eng die Probleme der Mimikry an, die mit ihrer oftmals so unglaublich genauen Nachbildung artfremder Zeichnungsmuster die Vorteile vor Augen führt, die mit der Einbeziehung von Fremdgenen verbunden wären, die für solche Muster verantwortlich sind (vgl. auch WICKLER 1968). Schließlich wäre das Vermeiden der Hybridisierung zugunsten der Erhaltung der Artidentität nur dann verständlich, wenn die eine Art der anderen klar unterlegen ist. Dann wird sie aber aufgrund von Konkurrenz ohnehin verdrängt werden. Bilden beide Arten jedoch wohl konkurrenzfähige Genpools, die sich trotz der permanent wirksamen Selektion bewährt haben, so ist nicht einzusehen, weshalb grundsätzlich die Kombination beider mit einem drastischen Rückgang der Fitness verbunden sein sollte. Selbst eine relativ geringe Aussicht auf Verbesserung der Fitness müßte aus der Sicht der Art aber dazu führen, daß die Hybridisierung zumindest nicht völlig ausgeschlossen wird. Bei den beiden Formen der Aaskrähe *(Corvus corone)* findet eine solche Hybridisierung tatsächlich statt, die jedoch offenbar erheblich geringere Fitness der Kreuzungsprodukte hält die schmale Grenzlinie entlang der Elbe stabil (MAYR 1967) während die östlichen und die westlichen Schwanzmeisen *(Aegithalos caudatus)* einen breiten Hybridisierungsgürtel in Mitteleuropa ausgebildet haben, der keinerlei Verminderung der Fitness der Hybriden zeigt. Aus der Sicht der Art müßte Ähnliches bei vielen Arten zu beobachten sein. Doch dies ist offenbar nicht der Fall.

4. Die „Evolutionär Stabile Strategie"

Der Widerspruch zwischen Individual- und Gruppenselektion konnte über die Erweiterung des ursprünglichen Fitness-Konzeptes gelöst werden (DAWKINS 1978, HAMILTON 1964). Das Individuum repräsentiert nämlich nicht die totale Individualität, sondern es ist über Verwandtschaftsgrade unterschiedlichen Ausmaßes in eine Matrix eingebettet, die einen großen Teil der gleichen Gene trägt. Da die Gene die Eigenschaften des Individuums bestimmen, ist für das Individuum die maximale Nachkommenerzeugung gleichbedeutend mit maximaler Ausbreitung seiner Gene. Wenn diese Gene teilweise oder überwiegend jedoch auch in anderen Individuen vorkommen, mit denen es unter Umständen bei der Maximierung des eigenen Fortpflanzungserfolges in Konkurrenz tritt, braucht die maximale Ausschöpfung der individuellen Möglichkeiten nicht automatisch die Gesamtmaximierung für bestimmte Gene im Genpool bedeuten. Diese Erkenntnis führte zur Formulierung des Konzepts von der „Gesamteignung" (inclusive fitness), das die verwandtschaftlichen Beziehungen berücksichtigt (vgl. WICKLER 1977). Zwischen Individual- und Grup-

penselektion schiebt sich daher die Verwandtschaftsselektion (kinship selection), die nun den Ansatzpunkt für die Abgrenzung der Art als biologische Notwendigkeit bietet. Denn in einer Population mit mehr oder weniger nahe miteinander verwandten Individuen spielt für die Realisierung der Fitness die Distanz in genetischer Hinsicht eine entscheidende Rolle. Je näher die sich miteinander fortpflanzenden Individuen miteinander verwandt sind, um so mehr können die einzelnen Gene ihre Gesamteignung vergrößern und umgekehrt. Allerdings kann die verwandtschaftliche Nähe auch Probleme mit der Genetischen Bürde bringen, so daß bei vielen (wenn auch längst nicht bei allen) Tierarten die Tendenz zur Vermeidung von Verbindungen Verwandter ersten Grades besteht. Gleichzeitig verstärkt sich auch die Tendenz zur Vermeidung allzu fremder Verpaarungen durch persönliches Kennenlernen, durch die Ausbildung lokaler „Dialekte" oder morphologischer Besonderheiten (Wickler 1977).

Aus diesen gegenläufigen Tendenzen entwickelt sich nun zwangsläufig eine Strategie zur Einhaltung einer optimalen genetischen Distanz, die sich — von Art zu Art verschieden, aber im Prinzip gleich gelagert — irgendwo zwischen völliger Identität und totaler Panmixie einstellt. Die Selektion wird Paarungen begünstigen, die sich um diese optimale genetische Distanz gruppieren und davon abweichende unter schweren Druck setzen. Eine solche Situation bezeichnete Hamilton (1964) als „Evolutionäre stabile Strategie", weil sie im Gegensatz zu den anderen denkbaren Formen (möglichst nahe oder möglichst ferne Paarungen zu bevorzugen) langfristig stabil ist. Diese Stabilität läßt sich im mathematischen Modell nachweisen und für die verschiedensten Rahmenbedingungen überprüfen (Hamilton 1964, Wickler 1977). Sie gründet sich auf den „Egoismus der Gene" (Dawkins 1978, Wickler l. c.), der keineswegs darauf hinausläuft, das Überleben der Art durch genetische Abgrenzung zu sichern, sondern vielmehr eine ganz egoistische Strategie des eigenen Überlebens verfolgt, das jedoch nicht allein über das Individuum garantiert werden kann. Der Genegoismus benötigt den Genpool und die Durchmischung, er verhindert aber die totale Panmixie und begrenzt — vielleicht sogar mit eigenen „egoistischen" Genen — den Genfluß zu benachbarten Populationen, wodurch sich die Artgrenzen bilden. Wo diese Notwendigkeit nicht besteht, weil aufgrund unüberbrückbarer Barrieren kein Genfluß möglich ist, spielen Isolationsmechanismen genetischer Natur häufig keine Rolle. Treffen solche parapatrische Populationen zusammen, gibt es nicht selten ganz leicht Hybride oder es tritt das Phänomen der Merkmalsverschiebung (character displacement) auf, das im Überlappungsgebiet zu einer sekundären Isolation führt, die in den parapatrischen Gebieten nicht gegeben ist.

Remmert (1978) beschreibt sogar die Hybridisierung von einander verhältnismäßig fern stehenden Möwenarten auf Island, und ähnliche Effekte sind auch von pazifischen Möwenarten bekannt (Hoffmann et al. 1978). Sie zeigen, daß die Artgrenzen doch nicht so einfach der taxonomisch erarbeiteten „Distanz" im natürlichen System entsprechen. Die Hybriden zwischen *Larus glaucescens* und *L. occidentalis* scheinen sogar eine höhere Fitness als ihre jeweiligen Ausgangsarten bei artreiner Paarung zu besitzen (Hoffmann et al., l. c.). Solche Phänomene kann das Konzept der Arterhaltung nicht erklären, weil es für die Art ja eher vorteilhaft sein müßte, wenn es schon möglich ist, den Genpool zu vergrößern und damit die potentielle Reaktionsnorm zu verbessern. Das Konzept der „Evolutionär stabilen Strategie" erklärt dagegen die Schwierigkeiten widerspruchsfrei und bietet eine zusätzliche Stütze für die auf dem Genegoismus beruhende Darwinsche Selektion.

5. Diskussion

Mit der Betrachtung der „Art" als eine „Evolutionär stabile Strategie" der Gene bekommt der Artbegriff der Systematiker eine neue genetische Dimension. Diese Erweiterung umschließt nahtlos die bisher damit verbundenen Befunde und Konzepte, erweitert sie aber stark und erklärt insbesondere auch solche Phänomene, die mit einer Selektion zugunsten der Arterhaltung nicht ohne schwierige (und nicht immer überzeugende) Zusatzannahmen verbunden waren. Dagegen erweist sich das neue Konzept, das im wesentlichen auf HAMILTON (1964) zurückgeht und mit großem Erfolg auf das Verhalten angewandt werden konnte (DAWKINS 1978, BARASH 1977, WILSON 1975, WICKLER 1977 u. a.) auch vollinhaltlich auf den Artbegriff anwendbar. Es löst die Probleme der klinalen Variation, der Superspezies, des Polymorphismus, des seltenen Auftretens von Parthenogenese und Sprossung bei höheren Tieren genauso wie die Diskontinuität der Artabgrenzung bei kontinuierlicher Veränderung der Umweltvariablen. Für die Symbiose hat WICKLER (1977) eine umfassende Begründung gegeben. Es kommt demnach nicht darauf an, wie weit die genealogischen Abstände zwischen den Partnern sind, sondern welchen Nutzen sie daraus ziehen können. Das Prinzip der Ökonomie verbindet sich gleichermaßen mit dem egoistischen Gen; die Artabgrenzung als „Evolutionär stabile Strategie" steht damit in vollem Einklang.

Andererseits löst sich bei dieser Sicht der Problematik auch die große Schwierigkeit, die sich manchmal mit dem Artbegriff verknüpft, weitgehend als Scheinproblem auf. Denn die Strategie der Gene besteht eben nicht in der Erhaltung der Artidentität, sondern in der Maximierung ihrer Gesamteignung. Dies kann durch genetische Inkompatibilität innerhalb einer Morphospezies genauso erreicht werden, wie durch Hybridisierung, wenngleich die Regel meist dazwischen liegt. Für die Praxis kommt daher der Genegoismus normalerweise mit dem Artbegriff hinreichend zur Deckung, genauso wie das von LORENZ (1963) so betonte „arterhaltende Verhalten". Beides schließt das umfassendere Konzept vom genetischen Egoismus ein. Die Dynamik von Artbegriff und Evolution ist das Ergebnis davon. Verhaltensforschung und Systematik versuchen es gleichermaßen zu ergründen.

Literatur

BARASH, P. 1977: Sociobiology and Behavior. — Elsevier, New York.

BRESCH, C. 1965: Klassische und molekulare Genetik. — Springer, Berlin

DAWKINS, R. 1978: Das egoistische Gen. — Springer, Berlin

FORD, E. B. 1964: Ecological Genetics. — Methuen, London

GRANT, V. 1963: The Origin of Adaptations. — Columbia Univ. Press, London

HAMILTON, W. D. 1964: The genetical evolution of social behaviour. — J. theor. Biol. **7**: 1—51

HOFFMANN, W., J. A. WIENS & J. M. SCOTT, 1978: Hybridization between gulls *(Larus glaucescens* and *L. occidentalis)* in the Pacific Northwest. — Auk **95**: 441—458

LI, C. C. 1955: Population Genetics. — Univ. of Chicago Press, Chicago

LORENZ, K. 1963: Das sogenannte Böse. Borothea-Schöler, Wien

MAYR, E. 1931: Birds collected during the Whitney South Sea expedition. — 12. Amer. Mus. Novit. **469**: 1—10

— — 1967: Artbegriff und Evolution. — Parey, Hamburg

— — 1975: Grundlagen der zoologischen Systematik. — Parey, Hamburg

— — 1976: Evolution and the Diversity of Life. — Belknap Press of Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.
PETERS, R. H. 1977: Tautology in Evolution and Ecology. — Amer. Nat. **110**: 1—12
REMMERT, H. 1978: Ökologie — Ein Lehrbuch. — Springer, Berlin
SIEWING, R. ed. 1978: Evolution. — UTB, Ulmer, Stuttgart
SUCKER, U. 1978: Philosophische Probleme der Arttheorie. — G. Fischer, Jena.
WICKLER, W. 1968: Mimikry. — Kindler, München
— — 1977: Das Prinzip Eigennutz. — Hoffmann und Campe, Hamburg
WILLIAMS, G. C. 1971: Group Selection. — Aldine, Atherton, Chicago
— — 1975: Sex and Evolution. — Princeton Univ. Press, Princeton
WILSON, E. O. 1975: Sociobiology. — Belknap Press of Harvard Univ., Cambridge, Mass.
— — 1978: On human nature. — Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.
WYNNE-EDWARDS, V. C. 1962: Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour. — Oliver & Boyd, Edinburgh.

Anschrift des Verfassers:
Dr. Josef Reichholf, Zoologische Staatssammlung
Maria-Ward-Straße 1 b, D-8000 München 19

Angenommen am 2. 10. 1978